

李艳, 李剑, 刘庆辉, 杨航, 王志宇, 张玮川, 刘团. 植物-内生菌联合处理环境污染物研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (6): 1706-1715
Li Y, Li J, Liu QH, Yang H, Wang ZH, Zhang WC, Liu T. Degradation of environmental pollutants by plant-endophyte combination: research progress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (6): 1706-1715

植物-内生菌联合处理环境污染物研究进展

李艳 李剑✉ 刘庆辉 杨航 王志宇 张玮川 刘团

南昌航空大学环境与化学工程学院, 重金属污染物控制与资源化国家地方联合工程研究中心 南昌 330063

摘 要 植物-内生菌联合处理技术不仅可以克服微生物和植物单独处理污染物时的缺陷, 而且更加高效、无二次污染。对内生菌的接种方式、定殖过程、作用机理、影响因素以及植物-内生菌联合技术在土壤、水体、大气中的应用和作用机理进行全面综述。植物与内生菌二者可以相互合作, 内生菌不仅可以促进植物的生长, 而且在适应和耐受胁迫环境中起着重要的调节作用; 内生菌通过释放抗菌化合物、产生铁载体、争夺空间和营养以及调节植物的抗逆性, 对宿主植物产生生物和非生物胁迫的抗性或耐受性。一些菌株可以通过阻断植物乙烯合成途径来缓解植物胁迫。同时协同植物隔离、转化、降解、吸收环境中的污染物质, 特别是一些难降解的物质。但这些研究大都以土壤、水体为介质, 关于大气处理的研究非常缺乏, 关于内生菌的定殖过程和机理研究也较少。此外总结了大气污染物如颗粒物 (particulate matters, PMs)、挥发性有机物 (volatile organic compounds, VOCs)、无机污染物的处理和修复。虽然目前关于植物-内生菌联合处理环境中污染物的研究较多, 但是二者相互作用的机理, 特别是内生菌的定殖动态和植物-内生菌相互作用的持续性还不清楚, 需要深入研究。(图2 表2 参106)

关键词 植物-内生菌联合技术; 内生菌定殖; 土壤污染物; 水体污染物; 大气污染物; 有机污染物; 颗粒物; 挥发性有机物

Degradation of environmental pollutants by plant-endophyte combination: research progress

LI Yan, LI Jian✉, LIU Qinghui, YANG Hang, WANG Zhiyu, ZHANG Weichuan & LIU Tuan

National-Local Joint Engineering Research Center of Heavy Metals Pollutants Control and Resource, School of Environmental and Chemical Engineering, Nanchang Hangkong University, Nanchang 330063, China

Abstract Plant-endophyte combination technology not only overcomes the defects of microorganisms or plants in treating pollutants separately but is also more efficient and does not cause secondary pollution. In this study, we comprehensively summarize the endophyte inoculation mode, colonization process, and mechanism of action, as well as the application and mechanism of action of the plant-endophyte combination technology in soil, water, and atmosphere. Bacterial endophytes can confer resistance or tolerance to the host plants from biotic and abiotic stresses by releasing antimicrobial compounds, producing siderophores, competing for space and nutrients, and modulating the plant resistance response. Some bacterial strains can relieve plant stress by blocking the pathway of ethylene synthesis in plants. Research progress shows that plants and endophytes can cooperate with each other. On the one hand, endophytes promote plant growth, and on the other hand they play an important regulatory role in adapting to and tolerating environmental stress. Moreover, endophytes can help plants to isolate, transform, degrade, and absorb pollutants in the environment, especially for some hardly decomposed substances. However, most studies have focused on soil and water media, and there is a lack of research on atmospheric treatments. Moreover, there is a further lack of research on the colonization process and mechanism of endophytes. Therefore, the different inoculation methods of endophytes, their entry into plants from different parts of the roots, and their influencing factors are reviewed in detail in this paper, alongside a review of the remediation of particulate matters (PMs), volatile organic compounds (VOCs), and inorganic pollutants. To date, although there have been many studies on the treatment of environmental pollutants by plant-endophyte technology, their mechanism of action has not been fully explained, especially endophytic colonization dynamics and the persistence of the interaction, which will be topics for further study.

Keywords plant-endophyte combined technology; endophyte colonization; pollutant in soil; pollutant in water; pollutant in air; organic pollution; particulate matter; volatile organic compound

收稿日期 Received: 2020-07-14 接受日期 Accepted: 2020-09-30

国家自然科学基金项目 (21467018) 和江西省教育厅项目 (GJJ170576) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (21467018) and the Education Department Project of Jiangxi Province, China (GJJ170576)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: lijian@nchu.edu.cn)

植物修复一直被认为是一种既环保又具有成本效益的环境治理方法^[1]，在土壤、水体和大气污染中有大量的应用，污染物通过氧化、还原形成更简单的形式储存在植物液泡中或挥发到大气中，但是由于植物生长缓慢，生物量小，易中毒且属于自养生物，因此对重金属和有机物的处理效果非常有限^[2]。微生物法是一种传统且应用比较成熟的修复方法，但是微生物对生长环境有较高的要求，去调试各种微生物最佳的生存条件比较困难。而植物-内生菌联合处理属于生物修复范畴，它构建了植物-内生菌共生体系，通过微生物强化植物或协同植物隔离、降解、转化、吸收、代谢土壤、水体和大气中的污染物^[3]。此技术的关键是选择一种可以与植物共生并对环境中污染物的去除有促进作用的微生物。大量研究表明根际促生菌对植物修复有较好的促进作用^[4]，但与内生菌（endophyte）（指生存在植物的各种不同组织之间和细胞内部，并与宿主植物建立和谐联合关系的各种不同微生物^[5]）相比，内生菌与宿主植物的共生关系更密切，植物为内生菌供应了富足的营养以及稳定且累积大量有害物质的生存环境，使得内生菌具有适应高浓度污染物的能力从而促进植物修复的效果更佳^[6]。

目前，环境中污染的治理方法主要包括物理法、化学法、生物法、植物法和植物-微生物联合法（如表1）；但是传统的处理方法存在处理效率低、成本高、工程量大等不足^[21]。植物-微生物联合处理技术不仅可以克服植物单独处理污染物时生物量低和植物中毒的缺陷，发挥微生物促进植物生长和增加抗逆性的优势，而且更加高效、无二次污染、处理成本低，因而越来越受到人们的重视^[22]。植物-微生物联合技术也逐渐在土壤、水、大气环境污染物处理中发挥越来越重要的角色。

植物-内生菌在促生长、抗逆、提高污染物去除效率方面的应用及机理已有大量报道，但是大部分研究主要集中在土壤、水体中，而应用于大气中的研究相对较少。本文主要对内生菌的定殖过程、机理和作用方式以及植物-内生菌在土壤、水体、大气污染处理中的应用及机理进行综述，指出在不同介质中应用的问题和前景，以期为全面系统地了解从内生菌的接种、定殖到植物-内生菌在不同介质中的相互作用对有机污染、重金属污染、颗粒污染、挥发性有机污染、气态无机物的去除机理和应用提供理论依据。

1 内生菌

1.1 内生菌的接种方法

几乎每种植物的种子、根、茎、叶都含有数量众多、种类丰富的内生菌，但这种栖息不会在植物的整个生命周期中持续下去，因此可以通过科学手段加以调节，使内生菌在生物系统中的应用得以工程化^[23]。将内生菌成功接种到植物体内是此技术成功的第一步，现在使用较多的接种技术主要包括种子浸泡法、根浸泡法、叶面喷洒法^[24]，由于内生菌的传播方式包括水平传播和垂直传播，因此也有一部分内生菌可以通过种子携带^[25]。Anyasi等人在采用不同接种技术的烟草（*Nicotiana tabacum*）和香泽兰（*Chromolaena dorata*）对比研究中发现叶面喷洒的效果最好，其次是根部浸泡，同时发现同一种接种方法对不同植物的接种效果也会有差异^[24]。但并不是所有的微生物都能定殖到植物体内，植物产生的植物毒素如萜类和黄酮类化合物会对定殖的微生物产生阻碍^[26]。

1.2 内生菌的定殖过程

内生菌定殖到植物体内是一个极其复杂的过程，细菌细胞附着在植物表面被认为是定殖过程的第一步。细菌细胞合

表1 环境污染物主要治理方法
Table1 The main treatment methods of environmental pollutants

方法 Method	优点 Advantage	缺点 Disadvantage	应用范围 Application range	文献 Reference
物理 Physical	效率高，适用范围广 Efficient and wide range of application	成本高，会对环境造成一定程度的污染 High cost; causing a certain degree of pollution to the environment	适用于污染程度较低、面积小的修复场所 Suitable for the repair site with low pollution degree and small area	[7-9]
化学 Chemical	效率高，见效快，适用范围广泛 High efficiency, quick effect, and wide range of application	易造成环境污染和潜在的危害，成本高，效果不稳定，工程量大，处理后的土壤不能利用 Easy to cause environmental pollution and potential harm; high cost, unstable effect, and large amount of engineering; the treated soil not be used	适用于污染严重、范围小的污染源 Suitable for pollution sources with serious pollution and small scope	[10-12]
微生物 Biological	治理彻底，无二次污染；成本低，效率高，适应范围广 Controlling thoroughly without secondary pollution; low cost, high efficiency, and wide range of adaptation	微生物的生长受多种因素的影响和限制，应用环境受到限制 The growth of microorganisms affected and restricted by many factors, and the application environment limited	污水处理，土壤治理，大气污染治理，生活垃圾处理 Sewage treatment, soil treatment, air pollution treatment, and household garbage treatment	[13-15]
植物法 Plant method	成本低，易操作；有光合作用，无需外界提供能量；能够在净化环境的同时释放氧气 Low cost, and easy to operate; with photosynthesis, which requires no external energy supply; purifying the environment while releasing oxygen	生物量小，修复周期短；易植物中毒，修复效率低；缺乏完整降解污染物的能力 Small biomass and short restoration period; easy plant poisoning, low repair efficiency; lack of complete ability to degrade pollutants	适用于污染程度低、污染面积大的场所；在大气和土壤污染中应用较多 Suitable for places with large pollution area and pollution degree; widely used in air and soil pollution	[16-18]
植物-微生物联合法 Plant-microorganism combination	克服植物和微生物单独处理时的缺点，修复效率高，无二次污染，能修复一些难降解的污染物 Avoiding the shortcomings of plant or microorganism treatment separately, with high repair efficiency and no secondary pollution; repairing some difficult-to-degrade pollutants	影响因素较多，不同的植物和微生物的组合效果会有差异 Many influencing factors; the combination effect of different plants and microorganisms will be different	使用范围较为广泛，对土壤、水体、大气中的有机污染物和重金属污染物都有一定的处理效果 Widely used to treat organic pollutants and heavy metal pollutants in soil, water and atmosphere	[19-21]

成的胞外多糖可促进细菌细胞附着在根表面,在植物内定殖的早期具有重要作用。据报道,内生细菌葡萄糖酸杆菌Pal5产生的胞外聚合物(extracellular polymeric substances,EPS)是水稻根表面附着和定殖的重要因素^[27]。最近一项利用重氮营养体Pal5在水稻(*Oryza sativa*)植株上进行的定殖研究表明,细菌细胞被胞外多糖保护而不受氧化损伤,这可能是定殖的关键^[28]。此外,细菌的结构如鞭毛、菌毛也可能会促进细菌附着在植物表面^[29]。细菌内生菌最初附着在根表面,并探索潜在的进入位点,以进入植物内部组织。根中出现根毛或侧根的开口,以及芽中的气孔、伤口和透皮是内生菌进入寄主植物的主要入口点^[30]。一些细菌内生菌也可通过分泌破坏细胞壁的纤维素酶,如纤维素酶、木聚糖酶、果胶酶和内葡聚糖酶等来打开植物细胞壁,促进细菌进入植物组织并在植物组织内传播^[31]。一项研究通过观察发现,与野生型菌株相比,*Azoarcus* sp. BH72的内切葡聚糖酶突变体进入水稻根的频率降低,并且突变体不能传播到地上植物部分,从而支持了这一假设^[32]。也有研究表明,侧根出芽处的天然裂缝是内生菌最常见的进入位点^[33]。此外,一些细菌以根顶和根毛为切入点,然后在根皮层和维管组织内进行内生定殖。它们可能专门在各种植物部分的细胞间隙中定殖,包括根、叶、茎、花和种子^[34]。在叶片中,叶肉细胞间隙、木质部组织和气孔下均有细菌内生菌的存在^[35]。在葡萄叶片中也观察到细菌细胞通过气孔离开^[36]。一个相对较新的研究领域是植物内生菌在植物细胞的胞内定殖,但这方面的研究还很少。众所周知,内生菌通常在植物的细胞间隙中进行定殖,但最近有几个细菌在细胞内定殖植物的例子被报道^[37]。这些例子包括在香蕉(*Musa nana* Lour)的茎尖、苏格兰松树(*Scotch Pinus*)的茎分生组织、柳枝稷(*Panicum virgatum*)的幼苗根和微繁殖的桃树(*Amygdalus persica*)中存在细胞内细菌^[38-39]。

1.3 内生菌的作用机理

不同种类的内生菌在植物体内定殖后对不同的污染物具有专一的抗性^[40](表2)。内生菌对植物的作用方式

主要包括两个方面。(1)内生菌的促生长特性:内生菌促进植物分泌植物激素如赤霉素、细胞分裂素、生长素等促进植物生长,而且内生菌体内含有1-氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropanecarboxylic acid, ACC)脱氨酶,可以将ACC分解为 α -丁酮酸和氨,增加氮源;同时ACC可以参与抑制乙烯的合成,因此ACC脱氨酶可以间接地促进植物生长^[41]。内生菌也可以促进植物的固氮和溶磷,产生铁载体,加强植物对铁的络合能力,促进植物的生长,同时植物对铁的吸收可以抑制病原体的繁殖。内生菌还可通过与植物病原体在营养及生态位点的竞争和在代谢过程中产生抗生素,抑制植物病原体的生长而促进植物的生长^[42]。如Bashan等在盆栽实验中接种了短小芽孢杆菌E2S2的植株显著增加了根(14.6%)和芽(17%)的长度、鲜重(37%)和干重(32%)^[43]。Ma等在内生真菌感染羽茅(*Achnatherum sibiricum*)的干旱胁迫实验中发现,内生真菌感染缓解了宿主植物细胞膜的旱害程度,与未感染植株相比,感染植株的类胡萝卜素含量显著增加^[44]。(2)促进宿主植物对污染物的修复能力:一些内生菌可以产生铁螯合剂、铁载体、有机酸和各种降解酶来改变污染物的毒性^[45],还可以通过改变土壤的pH、氧化还原反应来改变重金属污染物的可生物利用性,以此来促进宿主植物的修复能力^[43-45]。由于内生细菌的有益作用,植物的先天免疫系统反过来也会帮助细菌在根和芽中的定殖。

2 植物-内生菌对土壤中污染物的处理

土壤作为大部分污染物的汇集处,因工矿业开采、金属冶炼、农业生产活动、家禽养殖等活动而受到了极大的污染^[61]。生态环境部的报道(2016年)显示,我国土壤监测点位污染超标率为16.1%,其中耕地、林地、草地和未利用地的超标率分别为19.4%、10.0%、10.4%和11.4%^[62]。土壤中的污染物可以通过农作物经过食物链最终危害到人类;也可以通过迁移进入地表水与地下水;也有一部分污染物可以通过蒸发进入大气中^[63]。

表2 不同植物内生菌的专一特性

Table 2 Specific characteristics of endophytes in different plants

宿主植物 Host plant	内生菌 Endophyte	污染物 Contaminant	文献 Reference
三叶草 Shamrock	假单胞菌 <i>Pseudomonas</i>	Cu, Zn, Ni	[46]
芥菜 <i>Brassica juncea</i>	鞘氨醇单胞菌 <i>Sphingomonas</i>	Zn	[47]
甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i>	毛霉菌属 <i>Mucor genera</i>	Pb	[48]
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	黄花青霉 <i>Penicillium annuum</i>	Al	[49]
桉木 <i>Alnus cremastogyne</i> Burk	苏云金芽孢杆菌 <i>Bacillus thuringiensis</i>	As	[50]
印楝 <i>Azadirachta indica</i> A.Juss	芽孢杆菌 <i>Bacillus</i>	烃类化合物 Hydrocarbon compound	[51]
亚洲车前草 <i>Asia Plantago depressa</i> Willd	芽孢杆菌 <i>Bacillus</i>	菲 Phenanthrene	[52]
西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i>	嗜单胞菌 <i>Thermomonas</i>	2,2-双(4-氯苯基)-1,1,1-二氯乙烯 2, 2-Bis (4-chlorobenzyl)-1,1, 1-dichloroethylene	[53]
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	青霉菌 <i>Penicillium</i>	萘 Naphthalene	[54]
翻白柳 <i>Salix hypoleuca seem</i>	恶臭假单胞菌 <i>Pseudomonas putida</i>	芳香烃 Aromatic hydrocarbon	[55]
用于植物修复的植物 Plant species used for phytoremediation	放线菌和纤毛虫 <i>Actinomyces and ciliates</i>	芳香烃和脂肪烃 Aromatics and aliphatic hydrocarbons	[56]
水稻 <i>Oryza sativa</i>	α , β 和 γ -变形,放线菌,拟杆菌和厚壁菌门 α , β and γ -deformation, Actinomycetes, Bacteroides, and Pachyphyta	甲醇(通过元蛋白质组学) Methanol (via metproteomics)	[57]
向日葵 <i>Helianthus annuus</i>	微小杆菌属,红球菌属,弗氏柠檬酸杆菌 <i>Micrococcus, Rhodococcus, Citrobacter freundii</i>	原油,菲和正十八烷 Crude oil, phenanthrene and <i>n</i> -octadecane	[58]
16种科威特的栽培或野生的植物 Sixteen cultivated and wild plant species from Kuwait	黄杆菌,盐单胞菌,节杆菌,马林杆菌,奈瑟菌 <i>Flavobacterium, Haemophilus, Arthrobacter, Marlin, and Neisseria</i>	芳香烃和脂肪烃 Aromatics and aliphatic hydrocarbons	[59]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	生丝微菌属 <i>Mycelium</i>	甲基氯 Methyl chloride	[60]

2.1 超累积植物-内生菌对土壤中重金属污染物的修复

2.1.1 土壤中重金属污染的修复 土壤中的重金属污染物由植物的根系进入植物体内,通过植物转化、植物提取、植物蓄积、植物蒸腾和根际修复降低土壤中重金属污染物的毒性和浓度^[64]。大量研究表明超累积植物(指对重金属的吸收积累量远远超过普通植物,是一般植物在同样生长条件下重金属积累量的100倍以上^[65])内生菌不仅可以克服植物修复的缺陷,而且可以提高植物对重金属污染物的耐性和吸收量。我国现已报道的超累积植物已达400余种。肖萧在龙葵(*Solanum nigrum*)体内分离到的内生菌对10 mg/L的重金属镉、铅、铜溶液的去除率分别达到75.78%、80.48%、21.25%^[5];遏蓝菜(*Thlaspi arvense*)对铅、锌具有较强的吸收富集能力^[66];蜈蚣草(*Eremochloa ciliaris*)和大叶井边草(*Pteris nervosa* Thunb)对砷有较好的吸收^[67-68]。

2.1.2 土壤中重金属污染的修复机理 首先,金属污染物的植物毒性是影响植物修复成功的关键因素。为了克服金属胁迫,即减轻金属毒性或赋予植物金属耐受性,许多细菌都经历了内生菌-宿主共进化的过程^[69],其作用机理如图1所示,植物通过根部提取、植物吸收和运输将金属污染物转移到体内,而大多数内生菌及其寄主植物能够产生具有极性,具有酸化、螯合和离子交换能力的细胞外螯合化合物(如小分子有机酸、铁载体和生物表面活性剂)可以直接帮助内生菌提高生物利用度,促进植物从土壤中提取金属污染物^[70]。运输到植物体内的金属污染物可以通过内生菌降低毒性、形成沉淀或者提高抗性,形成植物防御机制。内生细菌可以通过细胞外沉淀,细胞内积累和螯合^[71],将有毒金属离子生物转化为低毒或无毒等机制来降低植物毒性。内生菌也可以通过生物吸附和生物积累将金属离子和细胞表面的官能团如羟基、羰基、羧基、巯基等结合^[72],形成络合物或者沉淀;也有一部分金属向细菌细胞主动转运而被吸收进细胞内^[73]。一旦金属进入活细胞内部,它们可能会结合、沉淀、积累、螯合在特定的细胞内细胞器中,或转位至特定的结构,具体取决于相关的生物体和元素^[72-73]。也有研究表明内生菌含有的耐性基因可以增加重金属污染物的积累和接种该内生菌的植物的耐受性;董睿智通过实验证明,具有耐性基因的L01内生菌具有非常高的砷抗性和铅抗性,对三价砷的抗性可达80 mmol/L,对铅的抗性可达5 mmol/L^[74]。内生细菌也可以调节植物抗氧化酶的活性以及脂质过氧化(丙二醛的形成),这是植物防御机制特别是抵抗重金属诱导的植物氧化反应^[75]。另外,某些内生细菌还可以使用甲基化作为金属抗性或排毒机理。例如,一些耐汞的内生细菌将有机汞裂解为汞离子(Hg^{2+})^[76],从而减轻金属毒性并提高植物挥发的效率。

2.2 植物-内生菌对土壤中有机污染物的修复

研究表明,细菌是降解有机污染物的主要途径,特别是对难降解的有机污染物^[77],例如假单胞菌属拥有*alk*、*phe*和*tol*基因组,这使得其能够分解几乎所有具有少于4个芳香环的多环芳香烃(polycyclic aromatic hydrocarbons, PAH)^[78]。伯克霍尔德氏菌菌株DBT1和杂种杨树共生菌对萘、菲、芴和二苯并噻吩的混合物产生的毒性有更好的耐受性^[79]。作用机理如图1所示,有机物可以通过根部或者叶部进入植物体内,为内生菌提供了生存的环境,虽然植物也可以将一些有机物分解为简单的小分子物质,但是它并不能完全降解,主要依赖内生菌来完成。内生菌可以通过代谢产生各种酶去矿化有机污染物,降低其毒性、挥发性和蒸散性^[80]。Trapp等研究表明内

生菌群能够在蒸散污染物之前通过细胞内双加氧酶的作用降解污染物,特别是持久性有机污染物^[81]。挥发性有机污染物在植物中的停留时间为数小时至2 d,因此可知内生细菌是使挥发性有机污染物释放到大气中的主导者^[82]。此外,植物根系分泌物中的许多化学物质刺激根际微生物降解包括持久性有机污染物(persistent organic pollutants, POPs)在内的外源性污染物。例如根分泌物的共同成分水杨酸盐可提高假单胞菌属中编码联苯双加氧酶的**bphA**基因的表达^[83]。

3 植物-内生菌对水体中污染物的处理

3.1 水中污染物的修复

随着工业的发展,污水中污染物的种类越来越多,从初期生活污水中一些简单的有机物到工业生产时期工业废水中的难降解的有机物和金属污染物,以及现代医学发展中的各种激素等。这些污染物进入水体后对生态健康和人类的生活造成了极大的危害。到目前为止用于水处理的方法有很多种,但是大部分都是针对污水厂的污水,对于一些被污染的地下水、湖泊和河流却效果不好。而植物-内生菌的联合处理机制却能有效地修复这类水体。

3.2 水中污染物的修复机理

植物-内生菌的联合处理技术也可以用于水体中污染物质的去除,去除机理如图1所示,当将具有降解有机物污染能力的内生菌接种到水培植物中时,内生菌可以提高有机污染物的降解^[84]。Chen等从4种水生植物,芦苇(*Phragmites communis*)、菹草(*Potamogeton crispus*)、睡莲(*Nymphaea tetragona*)和茨藻(*Najas marina*)分离的内生菌研究中得出,这4株植物的不同部位具有不同的内生细菌,一些内生菌可以降解萘和农药,也有一部分内生菌具有溶解不溶性磷酸盐的潜力^[85]。这种发现进一步证明了植物-微生物联合处理技术原位处理水中污染物的潜力。也有研究表明接种内生菌后,可以大大降低植物体内的挥发性有机污染物的毒性和蒸散量。Doty在一项田间实验中,接种了恶臭假单胞菌W619后,植物的四氯乙烯(trichloroethylene, TCE)蒸散量降低了90%^[86]。也可将具有降解某种污染物质的基因移入内生菌中以改善植物-微生物联合处理技术的处理效果^[87]。Weyens等将经过工程改造的内生细菌恶臭假单胞菌W619TCE接种到在受TCE污染的水中生长的杨插条上,接种后的杨树(*Populus*)茎叶中TCE的积累显著减少。这证明了工程化的内生细菌也可以接种到植物中,以增强对有机化合物污染水体的修复^[88]。Ashraf等研究表明植物-微生物的协同作用可以增强工业废水的修复,接种了3种内生细菌的菌株用于人工湿地增强制革废水修复时,植物-微生物的相互作用降低了水中生物化学需氧量中的82%,生化需氧量中的94%和铬中的95%,修复效果明显高于仅使用植物^[89]。从现有文献来看关于植物-内生菌处理水体中的污染物应用较多,但是关于其机理研究较少,且还停留在早期的发现,因此需进一步研究。

4 植物-内生菌对大气中污染物的处理

随着世界工业的发展,大气污染已经成为世界瞩目的问题。我国已成为世界上大气污染最严重的国家之一^[90]。据《2018中国生态环境状况公报》报道,全国338个地级及以上城市中,217个城市环境空气质量超标,占全部城市的64.2%。大气污染由多种主要和次级污染物组成,主要包括颗粒物、挥

发性有机化合物、多环芳烃和无机污染物^[91]。植物-内生菌对大气中污染物处理的机理如图2所示。

4.1 大气中PMs的修复机理

PMs的化学种类主要包括 SO_4^{2-} 、 NO^{-3} 、 NH^{+4} 、有机碳^[92]。越来越多的证据表明,植物叶片能够吸附、捕获PMs,并起到生物过滤器的作用。在植物-内生菌对PMs的修复中,叶片在生理上充当了PMs的天然载体,樟子松的针叶每平方米可积累18 000个矿物颗粒^[93]。在新西兰,树木每年清

颗粒物可达1 320 t^[94]。而内生菌促进植物生长的特性可能会导致生物量增加,从而增加表面吸附污染物的能力。颗粒物的毒性是通过诱导活性氧在其表面生成而引起的,在其修复中,一些内生菌具有高的抗氧化性可以对诱导活性氧化物起到解毒作用^[95]。

4.2 大气中VOCs的修复机理

VOCs数量众多、无处不在,包括自然产生的和人为产生的化合物。植物-内生菌联合处理系统可以大大提高空气中

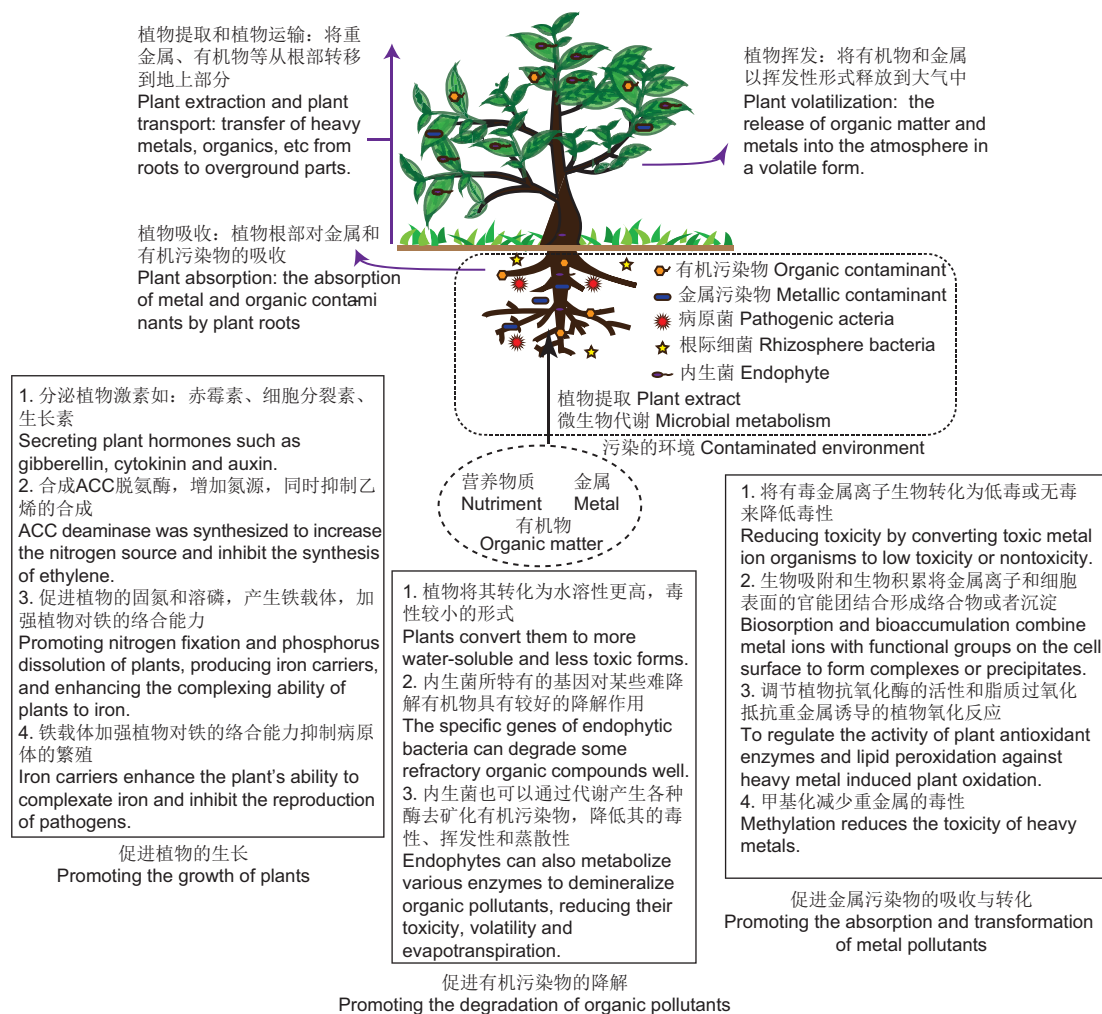


图1 植物-内生菌联合处理土壤、水体中污染物质的机理示意图^[69-70, 80, 82]。

Fig. 1 A brief overview of the plant-microorganism combination treatment of pollutants in soil and water^[69, 70, 80, 82]。

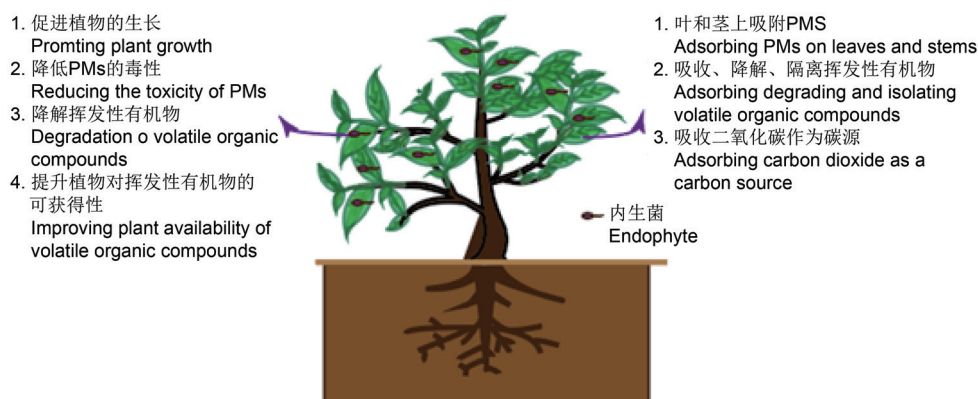


图2 植物-内生菌联合处理大气中污染物质机理示意图^[70, 80, 92]。

Fig. 2 A brief overview of the plant-microorganism combination treatment of pollutants in air^[70, 80, 92]。

VOCs的去除效率。Wararat等在实验中发现,未灭菌的蝴蝶豌豆(*Clitoria ternatea*)植株在水培条件下对苯的去除效率更高,这种差异主要是由植物相关细菌的存在造成的^[96]。分离结果表明,有1株内生细菌(EN2)和2株附生细菌(EPL1和EPR2)具有最高的除苯效率,将这两种细菌分别接种到植物中,在接种该菌株的植物中发现了很高的吲哚乙酸(IAA)生成率和苯耐受性。Arnon等研究发现天然内生肠杆菌EN2和吊兰的联合共生作用对室内空气中的苯的修复有极大的效率。接种与未接种组相比,气相苯的去除率显著提高,这是因为通过内生菌产生的IAA与ACC脱氨酶活性促进了苯的降解,调节了苯胁迫下植物的生长^[97]。Khaksar等人将内生蜡芽孢杆菌接种到非原生寄主金钱树(*Zamioculcas zamiifolia*)上,发现在气孔完全关闭的24 h黑暗条件下,未接种内生菌的金钱树可吸附约 $38.05\% \pm 0.81\%$ 的气态甲醛(熏蒸72 h),接种内生菌的金钱树在72 h内气态甲醛去除率为100%^[98],这说明内生菌可以通过调节气孔来增强植物对甲醛的去除效率。虽然植物-内生菌联合处理大气中的污染物现阶段由于各种因素还没有走出实验室,但是随着研究的不断深入,走向实践是必然的,特别是随着人们对室内VOCs污染的重视,利用植物-内生菌去处理室内低浓度的VOCs将会是一个很好的应用方向。

4.3 大气中无机物的修复机理

关于微生物对氮和硫等无机物的代谢,我们会联想到植物相关的微生物群落参与了氮氧化物和二氧化硫的捕获^[99]。而Papen等的研究^[100]表明,化能自养菌可能是造成叶片上 NO_2 沉积速率较大的原因之一。

4.3.1 CO_2 的修复 植物吸收大气中污染物主要是通过气孔,并经由植物维管系统进行运输和分布。植物通过光合作用从空气中提取 CO_2 ,并在其植物器官中储存很短或很长一段时间。储存在植物中的 CO_2 要么转化为腐殖质,要么被储存起来^[101]。碳封存是指将 CO_2 长期储存在植物体内^[102],而一些内生菌可以利用 CO_2 作为碳源;而且内生菌可以影响植物的光合生理,接种LBF-2后枸杞叶片的叶绿素含量、叶绿素荧光参数 q_p 和 $Y(II)$ 都显著高于不接种组,提高了宿主植物叶绿素含量和净光合速率^[103]。因此,可以减缓 CO_2 对气候变化和空气污染的影响。

4.3.2 SO_2 的修复 SO_2 通过植物气孔扩散,并随还原硫循环而降解。植物通过根部吸收循环的产物(含硫氨基酸)来生长。然而,高浓度的硫会对植物的降解系统造成损伤,但是内生菌的接种会减少其对植物的损伤,内生菌在植物中可以辅助植物利用色氨酸,通过多种生物合成途径合成吲哚乙酸,协调细胞防御机制,增强对外部不利条件的保护^[104]。

4.3.3 NO_2 的修复 NO_2 的植物修复始于通过气孔、叶片和根表面的吸附,之后, NO_2 通过硝酸盐同化途径代谢,形成氨基酸等有机分子,或者作为一种替代肥料为植物提供养分^[101]。而内生菌可以促进降解不同营养源、介导氮矿化进而促进宿主植物生长^[105]。因为内生菌能够在植株根部定居,并在根细胞中形成微膜进而促进植株对氮的吸收^[106]。

5 小结与展望

内生菌的定殖方法和定殖动态研究为植物-内生菌的联合处理技术提供了理论和技术支持。定殖到植物体内的内生菌在处理环境中的污染物时展现了其独特的功能,现有的研究进展揭示了内生菌不仅能够降低土壤中重金属污染物的毒性,将其形成沉淀,提升植物的防御机制,同时也能够辅助植物降解水体中的有机污染物,矿化水中的有机物减少它的挥发性和蒸散性,也能够促进对大气中颗粒污染、挥发性有机污染物和无机污染物的吸收和降解。但是现有的研究主要集中在土壤和水体中,在大气方面的应用和机理甚少,总体上对植物-内生菌的研究还不够全面和系统。

关于植物和微生物单独处理环境污染的相关研究很多,但植物-微生物联合处理技术仍处于起步阶段,主要存在以下问题,有待深入研究。

(1) 土壤中污染物的大部分是以混合污染物的形式存在的,而现阶段关于植物-微生物联合修复的研究都只局限于去处理单一的污染物,而且大部分植物和微生物对污染物的去除具有较强的专一性,一般只能去除某些特定的污染物,而对其他污染物的去除效果不太理想。因此应加强混合污染物的去除效果研究,以及混合污染物对植物-微生物联合系统的影响研究等。

(2) 在水体中会有许多自由生长或者人工栽培的水生植物,但是现在关于植物-微生物联合处理中植物都是陆生植物,对水生植物的研究较少,而水生植物种类繁多,又具有许多独特的性质。因此进一步研究内生菌和水生植物的联合利用效果和机理可为其在处理水体污染物的应用提供理论依据。

(3) 空气的流动性大,局部地区的污染物的种类和浓度在短时间内变化较大,而研究过程中气体污染物的浓度变化都较小,有些情况下,当污染物浓度太低而不足以维持功能微生物的数量时,微生物就不能继续发挥修复效果,所以如何使处理效果稳定,还需进一步的研究。

上述问题需要从微生物学、生态学、植物学、土壤学和基因工程技术等角度进行多学科交叉的综合研究,促进生物修复研究的领域不断拓宽,技术的完善程度和配套性不断改善。

参考文献 [References]

- 1 Zhao SY, Su YH, Liang HX. Efficiency and mechanism of formaldehyde removal from air by two wild plants; *Plantago asiatica* L. and *Taraxacum mongolicum* Hand.-Mazz [J]. *J Environ Health Sci Eng*, 2019, 17: 141-150
- 2 万勇. 内生菌在重金属植物修复中的作用机理及应用研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2012 [Wan Y. Research on the mechanism and application of endophytes in heavy metal phytoremediation [D]. Changsha: Hunan University, 2012]
- 3 文晓凤, 尹令实, 张金帆, 袁瀚宇. 植物-微生物联合修复重金属污染底泥/土壤的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2016, 22 (6): 1007-7731 [Wen XF, Yi LS, Zhang JF, Yuan HY. The research progress on plant-microorganism combined remediation of heavy metals-contaminated soil and sediments [J]. *Anhui Agric Sci Bull*, 2016, 22 (6): 1007-7731]
- 4 Evers N, Gielen M, Jaspers S, Sánchez-López A, White JC, Vangronsveld J, Weyens N. Optimization of isolation and

- cultivation of bacterial endophytes through addition of plant extract to nutrient media [J]. *Micro Biotechnol*, 2015, **8** (4): 707-715
- 5 肖萧. 基于镉超累积植物内生菌的重金属污染修复研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2011 [Xiao X. Application of heavy metal hyperaccumulator endophytes in heavy metal decontamination [J]. Changsha: Hunan University, 2011]
 - 6 Sharma VK, Li XY, Wu GL, Bai WX, Parmar S, White JF, Li HY. Endophytic community of Pb-Zn hyperaccumulator *Arabis Alpina* and its role in host plants metal tolerance [J]. *Plant Soil*, 2019, **437**: 397-411
 - 7 田喜强, 赵宏吉, 唐志国, 董艳萍, 黄守磊. 土壤污染及修复方法的研究进展[J]. 现代农业科技, 2019, **4**: 154-159 [Tian XQ, Zhao HJ, Tang ZG, Dong YP, Huang SL. Research progress on soil pollution and remediation methods [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2019, **4**: 154-159]
 - 8 Kos B, Lestan D. Induced phytoextraction/soil washing of lead using biodegradable chelate and permeable barriers [J]. *Environ Sci Technol*, 2003, **37** (3): 624-629
 - 9 Wang DD, Liu HX, Hu F, Wang X. Role of earthworm-straw interactions on phytoremediation of Cu contaminated soil by ryegrass. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27** (4): 1292-1298
 - 10 熊琼仙, 李正龙, 熊敏. 浅谈土壤中Pb²⁺的污染及修复研究现状[J]. 广州化工, 2019, **17** (47): 135-137 [Xiong QX, Li ZL, Xiong M. Study on the pollution and remediation of Pb²⁺ in soil [J]. *Guangzhou Chem Ind*, 2019, **17** (47): 135-137]
 - 11 Li GD, Zhang ZW, Jing P, Zhao NN, Lin L, Yuan YF, Yu M. Leaching remediation of heavy metal contaminated fluvio-aquatic soil with tea-saponin [J]. *Trans Chin Soc Agric*, 2009, **25** (10): 231-235
 - 12 Qayyum S, Khan I, Meng K, Zhao YG, Peng CS. A review on remediation technologies for heavy metals contaminated soil [J]. *Cent Asian J Environ Sci Technol Innov*, 2020, **1** (1): 21-29
 - 13 王兴利, 王晨野, 吴晓晨. 重金属污染土壤修复技术研究进展[J]. 化学与生物工程, 2019, **36** (2): 1-11 [Wang XL, Wang CY, Wu XC. Research progress on remediation technology of heavy metal contaminated soil [J]. *Chem Biol Eng*, 2019, **36** (2): 1-11]
 - 14 Huang QC, Huang MS, Chen L, Chi JP, Song L. Development and prospect of bioremediation for persistent organic pollutants in sediments [J]. *Environ Ecol Three Gorges*, 2012, **34** (2): 36-40
 - 15 Bosecker K. Microbial leaching in environmental clean-up programmes [J]. *Hydrometallurgy*, 2011, **59** (2/3): 245-248
 - 16 Connora DO, Zheng XD, Houa DY, Shen ZT, Li GH, Miao GF, Connell SO, Guo M. Phytoremediation: climate change resilience and sustainability assessment at a coastal brownfield redevelopment [J]. *Environ Int*, 2019, **130**: 1-9
 - 17 Dalcorsio G, Fasani E, Manara A, Visioli G, Furini A. Heavy metal pollutions: state of the art and innovation in phytoremediation [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, **20** (14): 1-17
 - 18 Małecka A, Konkolewsk AA, Hanć A, Barańkiewicz D, Ciszewska L, Ratajczak E, Staszak AM, Kmita M, Jarmuszkiewicz W. Insight into the phytoremediation capability of *Brassica juncea* (v. Malopolska): metal accumulation and antioxidant enzyme activity [J]. *J Mol Sci*, 2019, **20** (18): 1-17
 - 19 Fu WQ, Xu M, Sun K, Chen XL, Dai CC, Jia Y. Remediation mechanism of endophytic fungus *Phomopsis liquidambaris* on phenanthrene *in vivo* [J]. *Chemosphere*, 2020, **243**: 1-34
 - 20 Todeschini V, Todeschini N, AitLahmidi N, Mazzucco E, Marsano F, Gosetti F, Robotti E. Impact of beneficial microorganisms on strawberry growth, fruit production, nutritional quality, and volatilome [J]. *Front Plant Sci*, 2018, **9**: 1-22
 - 21 韩惠珊. 植物-微生物联合修复重金属污染土壤研究[J]. 资源节约与环保, 2019 (8): 12 [Han HS. Study on plant-microbial remediation of heavy metal polluted soil [J]. *Res Econ Environ Prot*, 2019 (8): 12]
 - 22 Ullah A, Heng S, Munis MFH, Fahad S, Yang XY. Phytoremediation of heavy metals assisted by plant growth promoting (PGP) bacteria: a review [J]. *Environ Exp Bot*, 2015, **117**: 28-40
 - 23 Anyasi RO, Atagana HI. Profiling of plants at petroleum contaminated site for phytoremediation [J]. *J Phytoremediation*, 2018, **20**: 352-361
 - 24 Anyasi RO, Atagana HI, Sutherland R. Comparative study of the colonization of *Chromolaena* and tobacco plants by *Bacteria safensis* CS4 using different methods of inoculation [J]. *Sci Alert*, 2019, **22**: 309-317
 - 25 Bagchi B, Debdulal B. Screening of endophytic fungi and their diversity in a lianas of different localities from west Medinipur during summer [J]. *Int J Innovative Sci Eng Technol*, 2014, **1**: 164-172
 - 26 Lu L, Chai QW, He SY. Effects and mechanisms of phytoalexins on the removal of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) by an endophytic bacterium isolated from ryegrass [J]. *Environ Pollut*, 2019, **253**: 872-881
 - 27 Hardoim PR, Overbeek LS, Elsas JD. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth [J]. *Trends Microb*, 2008, **16**: 463-471
 - 28 Meneses CHSG, Rouws LFM, Simoes-Araujo JL, Vidal MS, Baldani JI. Exopolysaccharide production is required for biofilm formation and plant colonization by the nitrogen-fixing endophyte *Gluconacetobacter diazotrophicus* [J]. *Mol Plant Microb Int*, 2011, **24**: 1448-1458
 - 29 Meneses C, Gonçalves T, Alquéres S, Rouws L, Serrato R, Vidal M, Baldani JI. *Gluconacetobacter diazotrophicus* exopolysaccharide protects bacterial cells against oxidative stress in vitro and during rice plant colonization [J]. *Plant Soil*, 2017, **416**: 133-147
 - 30 Balsanelli E, Serrato RV, Baura VA, Baura D, Sasaki G, Yates MG, Rigo LU. *Herbaspirillum seropedicae rfbB* and *rfbC* genes are required for maize colonization [J]. *Environ Microb*, 2010, **12**: 2233-2244
 - 31 Sessitsch A, Hardoim P, Döring J, Weilharter A, Krause A, Woyke T, Mitter B, Friedrich F, Rahalkar M, Hurek T, Sarkar A, Bodrossy L, Brar D. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis [J]. *Mol Plant-Microb Int*, 2012, **25**: 28-36
 - 32 Naveed M, Mitter B, Yousaf S, Pastar B, Afzal M, Sessitsch A. The endophyte *Enterobacter* sp. FD17: a maize growth enhancer selected based on rigorous testing of plant beneficial traits and colonization characteristics [J]. *Biol Fert Soils*, 2014, **50**: 249-262
 - 33 Reinhold-Hurek B, Maes T, Gemmer S, Montagu MV, Hurek T.

- An endoglucanase is involved in infection of rice roots by the not-cellulose-metabolizing endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72 [J]. *Mol Plant-Microb Int*, 2006, **19**: 181-188
- 34 Iniguez AL, Dong Y, Triplett EW. Nitrogen fixation in wheat provided by *Klebsiella pneumoniae* [J]. *Mol Plant-Microb Int*, 2004, **17**: 1078-1085
 - 35 Yaron S, Römmling U. Biofilm formation by enteric pathogens and its role in plant colonization and persistence [J]. *Microb Biotechnol*, 2014, **7** (6): 496-516
 - 36 Glassner H, Zchori-Fein E, Yaron S, Sessitsch A, Sauer U, Compant S. Bacterial niches inside seeds of *Cucumis melo* L. [J]. *Plant Soil*, 2017, **402**: 101-113
 - 37 Compant S, Reiter B, Nowak J, Sessitsch A, Clément C, Barka EA. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. Strain PsJN [J]. *Appl Environ Microb*, 2005, **71**: 1685-1693
 - 38 Frank A, Saldierna Guzmán J, Shay J. Transmission of bacterial endophytes [J]. *Microorganisms*, 2017, **5** (4): 70
 - 39 Thomas P, Reddy KM. Microscopic elucidation of abundant endophytic bacteria colonizing the cell wall-plasma membrane peri-space in the shoot-tip tissue of banana [J]. *AoB Plants*, 2013, **5**: 1-12
 - 40 Xu JY, Han YH, Chen YS, Zhu LJ, Ma LQ. Arsenic transformation and plant growth promotion characteristics of As-resistant endophytic bacteria from As-hyperaccumulator *Pteris vittata* [J]. *Chemosphere*, 2016, **144**: 1233-1240
 - 41 Zhu LJ, Guan DX, Luo J, Rathinasabapathi B, Ma LQ. Characterization of arsenic-resistant endophytic bacteria from hyperaccumulators *Pteris vittata* and *Pteris multifida* [J]. *Chemosphere*, 2014, **113**: 9-16
 - 42 瞿攀, 伏毅, 刘绵学, 王艳, 黄敏. 植物-微生物联合修复镍污染土壤研究进展[J]. 土壤, 2019, **51** (1): 11-18 [Qu P, Fu Y, Liu XM, Wang Y, Huang M. Advances in the research of plant-microorganism joint remediation of nickel-contaminated soil [J]. *Soil*, 2019, **51** (1): 11-18]
 - 43 Bashan Y, Puente ME, De-Bashan LE, Hernandez JP. Environmental uses of plant growth-promoting bacteria [J]. *Plant-Microb Int*, 2008, **661** (2): 69-93
 - 44 Ma Y, Oliveira RS, Nai F, Rajkumar M, Luo Y, Rocha Y, Freitas H. The hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola* harbors metal-resistant endophytic bacteria that improve its phytoextraction capacity in multi-metal contaminated soil [J]. *Environ Manag*, 2015, **156**: 62-69
 - 45 韩荣, 李夏, 任安芝, 高玉葆. 干旱胁迫下内生真菌感染对羽茅的生理生态影响[J]. 生态学报, 2011, **31** (8): 2115-2123 [Han R, Li X, Ren AZ, Gao YB. Physiological ecological effect of endophyte infection on *Achnatherum sibiricum* under drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (8): 2115-2123]
 - 46 Toju H, Peay KG, Yamamichi M, Narisawa K, Hiruma K, Naito K, Fukuda S, Ushio M, Nakaoka S, Onoda Y. Core microbiomes for sustainable agroecosystems [J]. *Nat Plant*, 2018, **4** (9): 733-733
 - 47 Adediran GA, Ngwenya BT, Mosselmans JFW, Heal KV, Harvie BA. Mechanisms behind bacteria induced plant growth promotion and Zn accumulation in *Brassica juncea* [J]. *J Hazard Mater*, 2015, **283**: 490-499
 - 48 Xie XG, Huang CY, Fu WQ, Dai CM. Potential of endophytic fungus *Phomopsis liquidambari* for transformation and degradation of recalcitrant pollutant sinapic acid [J]. *Fungal Biol*, 2016, **120** (3): 402-413
 - 49 Khan AL, Waqas M, Hussain J, Al-Harrasi A, Hamayun M, Lee IJ. Phytohormones enabled endophytic fungal symbiosis improve aluminum phytoextraction in tolerant *Solanum lycopersicum*: an examples of *Penicillium janthinellum* Lk_s and comparison with exogenous GA₃ [J]. *J Hazard Mater*, 2015, **295**: 70-78
 - 50 Wang L, Lin H, Dong YB, He YH, Liu CJ. Isolation of vanadium-resistance endophytic bacterium PRE01 from *Pteris vittata* in stone coal smelting district and characterization for potential use in phytoremediation [J]. *J Hazard Mater*, 2018, **341**: 1-9
 - 51 Mrinalini JS, Padmavathy S. Biosurfactant, polythene, plastic, and diesel biodegradation activity of endophytic *Nocardiopsis* sp.mrinalini9 isolated from *Hibiscus rosasinensis* leaves [J]. *Biores Biopro*, 2015, **2** (2): 1-7
 - 52 Zhu XZ, Jin L, Sun K, Li S, Ling WT, Li XL. Potential of endophytic bacterium *Paenibacillus* sp. PHE-3 isolated from *Plantago asiatica* L. for reduction of PAH contamination in plant tissues [J]. *Environ Res Public Health*, 2016, **13** (7): 633
 - 53 White JC, Vangronsveld J, Weyens N, Eevers N, Hawthorne JR. Exposure of *Cucurbita pepo* to DDE-contamination alters the endophytic community: a cultivation dependent vs a cultivation independent approach [J]. *Environ Pollut*, 2016, **209**: 147-154
 - 54 Bilal S, Khan AL, Shahzad R, Asaf S, Kang SM, Lee IJ. Endophytic *Paecilomyces formosus* LHL10 augments *Glycine max* L. adaptation to Ni-contamination through affecting endogenous phytohormones and oxidative stress [J]. *Front Plant Sci*, 2017, **8**: 870
 - 55 Wang Y, Tian H, Huang F, Long WM, Zhang QP, Wang J, Zhu Y, Wu XG, Chen GZ, Zhao LP, Bakken LR. Time-resolved analysis of a denitrifying bacterial community revealed a core microbiome responsible for the anaerobic degradation of quinoline [J]. *Sci Rep*, 2017, **7**: 14778
 - 56 Husain AA, Dine AM, Narjes D. The abundant occurrence of hydrocarbon-utilizing bacteria in the phyllospheres of cultivated and wild plants in Kuwait [J]. *Int Biodeter Biodegr*, 2012, **73**: 73-79
 - 57 Knief C, Delmotte N, Chaffron S, Stark M, Innerebner G, Wassmann R, Mering CV, Vorholt JA. Metaproteogenomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice [J]. *IMSE J*, 2012, **6**: 1378-1390
 - 58 Ali N, Sorkhoh N, Salamah S, Eliyas M, Radwan S. The potential of epiphytic hydrocarbon-utilizing bacteria on legume leaves for attenuation of atmospheric hydrocarbon pollutants [J]. *J Environ Manage*, 2012, **93** (1): 113-120
 - 59 Ali N, Alawadhi H, Dashti N, Khanafer M, Elnemr I, Sorkhoh NA, Radwan SS. Bioremediation of atmospheric hydrocarbons via bacteria naturally associated with leaves of higher plants [J]. *Int J Phytoremediat*, 2015, **17** (12): 1160-1170
 - 60 Nadalig T, Haque MFU, Roselli S, Schaller H, Bringel F, Vuilleumier F. Detection and isolation of chloromethane-degrading bacteria from *Arabidopsis thaliana* phyllosphere and

- characterization of chloromethane utilization genes [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2011, **77**: 438-448
- 61 Galan E, Romerobaena AG, Aparicio P, Gonzalez I. A methodological approach for the evaluation of soil pollution by potentially toxic trace elements [J]. *J Geochem Explor*, 2019, **203**: 96-107
 - 62 吴泽. 风险评价在我国新环境政策形势下土壤污染防治中的现状与前景[J]. 环境工程, 2019, **37**: 377-379 [Wu Z. Circumstance and peospect of utilization of risk assessment in soil remediation under the new policy direction china [J]. *Environ Eng*, 2019, **37**: 377-379]
 - 63 李亚娇, 温猛, 李家科, 马越, 梁行行. 土壤污染修复技术研究进展[J]. 环境监测管理与技术, 2018, **30** (5): 8-14 [Li YJ, Wen J, Li JK, Ma Y, Liang HH. Research progress of remediation technologies for contaminated soil [J]. *Admin Technol Environ Monit*, 2018, **30** (5) : 8-14]
 - 64 Gaiero JR, Mccall CA, Thompson K, Day NJ, Best A, Dunfield KE. Inside the root microbiome: bacterial root endophytes and plant growth promotion [J]. *Botany*, 2013, **100** (9): 1738-1750
 - 65 Pollard AJ, Reeves RD, Baker AM. Facultative hyperaccumulation of heavy metals and metalloids [J]. *Plant Sci*, 2014, **217-218**: 8-17
 - 66 Drozdova I, Alekseevapopova N, Dorofeyev V, Bech J, Belyaeva A, Roca A. A comparative study of the accumulation of trace elements in Brassicaceae plant species with phytoremediation potential [J]. *App Geochem*, 2019, **108**: 1-7
 - 67 Chen TB, Wei CY, Huang CZ, Huang QF, Lu QG, Fan ZL. Arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. and its arsenic accumulation [J]. *Chin Sci Bull*, 2002, **47** (11): 902-905
 - 68 Yang XE, Ye HB, Long XX, He B, He ZL, Stoffella PJ, Calvert DV. Uptake and accumulation of cadmium and zinc by *Sedum alfredii* Hance at different Cd/Zn supply levels [J]. *Plant Nutr*, 2005, **27** (11): 1963-1977
 - 69 RAfzal M, Khan QM, Sessitsch A. Endophytic bacteria: prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants [J]. *Chemosphere*, 2014, **117**: 232-242
 - 70 He W, Megharaj M, Wu CY, Subashchandrabose SR, Dai CC. Endophyte-assisted phytoremediation: mechanisms and current application strategies for soil mixed pollutants [J]. *Crit Rev Biotechnol*, 2020, **40** (1): 31-45
 - 71 Babu AG, Kim JD, Oh BT. Enhancement of heavy metal phytoremediation by *Alnus firma* with endophytic *Bacillus thuringiensis* GDB-1 [J]. *J Hazard Mater*, 2013, **250-251**: 477-483
 - 72 Ma Y, Prasad M, Rajkumar M, Freitas H. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils [J]. *Biotechnol Adv*, 2011, **29** (2): 248-258
 - 73 Malik A. Metal bioremediation through growing cells [J]. *Environ Int*, 2004, **30** (2): 261-278
 - 74 董睿智. 砷超累积植物内生菌对重金属砷、铅抗性及其吸附性能的研究[D]. 南昌: 南昌航空大学, 2012 [Dong RZ. Study on the resistance and adsorption properties of arsenic hyperaccumulation plant endophytes to heavy metals arsenic and lead [D]. Nanchang: Nanchang Hangkong University, 2012]
 - 75 Leyval C, Turnau K, Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects [J]. *Mycorrhiza*, 1997, **7**: 139-153
 - 76 Brown NL, Stoyanov JV, Kidd SP, Hobman JL. The MerR family of transcriptional regulators [J]. *FEMS Microbio Rev*, 2003, **27** (2/3): 145-163
 - 77 Etesami H. Bacterial mediated alleviation of heavy metal stress and decreased accumulation of metals in plant tissues: mechanisms and future prospects [J]. *Ecotoxicol Environ Safe*, 2018, **147**: 175-191
 - 78 Amini I, Tahmourespour A, Abdollahi A. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Pseudomonas species* [J]. *Pollution*, 2017, **3** (1): 9-19
 - 79 Andreolli M, Lampis S, Poli M, Gullner G, Biro B, Vallini G. Endophytic *Burkholderia fungorum* DBT1 can improve phytoremediation efficiency of polycyclic aromatic hydrocarbons [J]. *Chemosphere*, 2013, **92** (6): 688-694
 - 80 Germaine KJ, Keogh E, Ryan D, Dowing DN. Bacterial endophyte-mediated naphthalene phytoprotection and phytoremediation [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2009, **296** (2): 226-234
 - 81 Trapp S, Zambrano C, Kusk KO, Karlson U. Phytotoxicity test using transpiration of willows [J]. *Arch Environ Con Tox*, 2000, **39**: 154-160
 - 82 Weyens N, Lelie DVD, Taghavi S, Vangronsveld J. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge [J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2009, **20** (2): 248-254
 - 83 Moore FP, Barac T, Borremans B, Oeyen L, Vangronsveld J, Lelie DVD, Campbell CD, Moore ERB. Endophytic bacterial diversity in poplar trees growing on a BTEX-contaminated site: the characterization of isolates with potential to enhance phytoremediation [J]. *Syst Appl Microbiol*, 2006, **29** (7): 539-556
 - 84 Master ER, Mohn WW. Induction of bphA, encoding biphenyl dioxygenase, in two polychlorinated biphenyl-degrading bacteria, psychrotolerant *Pseudomonas* strain Cam-1 and mesophilic *Burkholderia* strain LB400 [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, **67** (6): 2669-2676
 - 85 Chen WM, Tang YQ, Mori K, Wu XL. Distribution of culturable endophytic bacteria in aquatic plants and their potential for bioremediation in polluted waters [J]. *Aquat Biol*, 2012, **15** (2): 99-110
 - 86 Doty SL. Enhancing phytoremediation through the use of transgenics and endophytes [J]. *New Phytol*, 2008, **179**: 318-333
 - 87 Weyens N, Schellingen K, Beckers B, Janssen J, Ceulemans R, Lelie DVD, Taghavi S, Carleer R, Vangronsveld J. Potential of willow and its genetically engineered associated bacteria to remediate mixed Cd and toluene contamination [J]. *J Soil Sediment*, 2013, **13** (1): 176-188
 - 88 Weyens N, Truyens S, Dupae J, Newman L, Taghavi S, Lelie DVD, Carleer R, Vangronsveld J. Potential of the TCE-degrading endophyte *Pseudomonas putida* W619-TCE to improve plant growth and reduce TCE phytotoxicity and evapotranspiration in poplar cuttings [J]. *Environ Pollut*, 2010, **158** (9): 2915-2919
 - 89 Ashraf S, Afzal M, Rehman K, Naveed M, Zahir ZA. Plant-endophyte synergism in constructed wetlands enhances the remediation of tannery effluent [J]. *Water Sci Antechol*, 2018, **77**

- (5): 1262-1270
- 90 李华松. 城市大气污染现状及对策[J]. 环境与发展, 2017, **29** (10): 61 [Li HS. Current situation and countermeasures of urban air pollution [J]. *Environ Dev*, 2017, **29** (10) : 61]
- 91 赵海霞, 桑阳. 大气污染防治面临的挑战及对策[J]. 中国资源综合利用, 2019, **37** (10): 119-121 [Zhao HX, Sang Y. The challenges and countermeasures of air pollution prevention and control [J]. *China Res Compreh Util*, 2019, **37** (10) : 119-121]
- 92 Zhou X, Cao Z, Ma Y, Wang L, Wu R, Wang W. Concentrations, correlations and chemical species of PM_{2.5}/PM₁₀ based on published data in China: potential implications for the revised particulate standard [J]. *Chemosphere*, 2016, **144**: 518-526
- 93 Teper E. Dust-particle migration around flotation tailings ponds: pine needles as passive samplers [J]. *Environ Monit Assess*, 2009, **1** (154): 383-391
- 94 Cavanagh J, Clemons J. Do urban forests enhance air quality [J]. *Aust J Environ Manag*, 2006, **13**: 120-130
- 95 Wu DC, Sun MZ, Xin Y, Zang CL. Antioxidant properties of *Lactobacillus* and its protecting effect to oxidative stress Caco-2 cells [J]. *J Anim Plant Sci*, 2014, **24** (6): 1766-1771
- 96 Wararat S, Paitip T. Efficacy of ornamental plants for benzene removal from contaminated air and water: effect of plant associated bacteria [J]. *Int Biodeter Biodegr*, 2016, **113**: 262-268
- 97 Arnon S, Chairat T. *Chlorophytum comosum*-bacteria interactions for airborne benzene remediation: effect of native endophytic *Enterobacter* sp. EN2 inoculation and blue-red LED light [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2018, **130**: 181-191
- 98 Khaksar G, Treesubuntorn C, Thiravetyan P. Effect of endophytic *Bacillus cereus* ERBP inoculation into non-native host: potentials and challenges for airborne formaldehyde removal [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, **107**: 326-336
- 99 Vollenweider P, Gunthardt-Goerg MS. Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage [J]. *Environ Pollut*, 2005, **137** (3): 455-465
- 100 Papen H, Gebler A, Zumbusch E, Rennenberg H. Chemolithoautotrophic nitrifiers in the phyllosphere of a spruce ecosystem receiving high atmospheric nitrogen input [J]. *Curr Microbiol*, 2002, **44** (1): 56-60
- 101 Weyens N, Thijs S, Popek R, Witters N, Przybysz A, Espenshade J, Gawronska H, Vangronsveld J, Gawronski SW. The role of plant-microbe interactions and their exploitation for phytoremediation of air pollutants [J]. *Int J Mol Sci*, 2015, **16**: 25576-25604.
- 102 Sedjo R, Sohngen B. Carbon sequestration in forests and soils [J]. *Annu Rev Resour Econ*, 2012, **4**: 127- 144.
- 103 Zhu LL, Li T, Wang CJ, Zhang XR, Xu LJ, Xu RB, Zhao ZW. The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2018, **25** (35): 35232-35241
- 104 Pageni BB, Lupwayi NZ, Akter Z, Larney FJ, Kawchuk LM, Gan Y. Plant growth-promoting and phytopathogen-antagonistic properties of bacterial endophytes from potato (*Solanum tuberosum* L.) cropping systems [J]. *Can J Plant Sci*, 2014, **94** (5): 835-844
- 105 Spagnoletti FN, Tobar NE, Di Pardo AF, Chiochio VM, Lavado RS. Dark septate endophytes present different potential to solubilize calcium, iron and aluminum phosphates [J]. *Appl Soil Ecol*, 2017, **111**: 25-32
- 106 Vergara C, Araujo KEC, Alves L S, de Souza SR, Santos LA, Santa-Catarina C, Zilli JÉ. Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants [J]. *Braz J Microbiol*, 2018, **49** (1): 67-78